

浙江菱属植物花粉形态研究*

丁炳扬 方云亿

(杭州大学生物系, 杭州 310012)

张慧明 梁红 赵烈

(杭州大学中心实验室, 杭州 310012)

STUDIES ON THE POLLEN MORPHOLOGY OF *TRAPA* FROM ZHEJIANG

DING BING-YANG FANG YUN-YI

(Department of Biology, Hangzhou University, Hangzhou 310012)

ZHANG HUI-MING LIANG HONG ZHAO LIE

(Central Laboratory, Hangzhou University, Hangzhou 310012)

Abstract In the present work, pollen grains of 9 species of *Trapa* L. from Zhejiang were examined under LM and SEM. They are subsphaeroidal or subprolate, obtuse-triangular in polar view, elliptic or subrounded in equatorial view, and 3-colpate. In the equatorial area, there are three ridge-shaped appendages which elongates along apertures toward two poles and ultimately combined, the ornamentation of other part of exine is minute-verrucate. The genus *Trapa* is uniform in shape of pollen grains, type and position of apertures and ornamentation of exine, while differentiation can be found in size of pollen grains and shape of ridge-shaped appendage. All of these provide valuable evidence for the classification of *Trapa* and the verification of their affinities. The validity of Trapaceae, the evolutionary trends of pollen morphology and the affinities of some species are discussed in this paper.

Key words Pollen morphology; *Trapa*; Zhejiang; China

摘要 本文借助光镜和扫描电镜对浙江菱属 *Trapa* L. 9种植物的花粉形态进行了观察,并讨论了它们的分类学意义。结果表明:菱属植物花粉的立体形状、萌发孔的类型和位置、外壁纹饰各种间均无差异,但花粉的大小、脊状附属物的高低与形态在各种间存在不同程度的差异,在种类划分和探讨其亲缘关系上有参考价值。

关键词 花粉形态;菱属;浙江

* 本文承曾新民同志冲印图版照片,杜英同志协助拍摄光镜照片,在此一并致谢。

自 1753 年林奈 Linnaeus 建立菱属 *Trapa* L. 以来, 它的归属与分类一直是一个富有探索性的问题, 由于菱属植物的茎、叶、花的形态各种间区别不大, 果实形态多变, 且在标本压制过程中易变形, 加上分类上划分标准不统一, 各学者分类处理的结果很不一致, 种类数目众说不一, 从数种至 70 余种 (颜素珠 1983, Cook 1974)。

菱属植物的花粉形态, Jonas (1952)、Erdtman (1952) 和中国科学院植物研究所古植物孢粉组等 (1982) 在光镜下对 *T. natans*, *T. bicornis* 和 *T. cochinchinensis* 3 种的花粉进行过研究; 蔡继炯 (1987) 则在扫描电镜下对 *T. bicornis* 作过观察。笔者于 1984 年曾对部分种类作过初步观察, 并于 1989 年进一步对浙江产的 9 种菱属植物花粉形态进行了较为系统的光镜和扫描电镜的观察研究, 试图为菱属植物的分类和系统演化研究提供参考依据。

一、材料与方法

本文研究的材料, 均采自活植株上的新鲜花蕾。光镜观察的材料经过醋酸酐分解法处理再封片, 每种花粉测量 20 粒, 求其平均值。扫描电镜观察的材料, 在 1984 年是将花药置于贴有双面胶带的样品台上, 涂散后观察; 在 1989 年则将醋酸酐分解后的花粉 (保存于 50% 甘油中), 经酒精梯度脱水, 然后用吸管吸取少量花粉, 滴于洁净的载玻片碎片上, 待酒精挥发后, 将载玻片碎片置于贴有双面胶带的样品台上, 喷金镀膜观察。

二、观察结果

1. 属的花粉形态特征

菱属植物花粉粒为近球形或近长球形 ($P/E = 1.09-1.24$), 极面观为钝三角形, 赤道面观为近圆形或椭圆形, 大小为 $72.6-98.4 \times 61.5-81.8 \mu\text{m}$ 。具 3 沟 (角孔型, 从极面观沟位于三角形的三个角上), 沟狭椭圆形或狭长圆形, 长 $20.6-27.5 \mu\text{m}$, 宽 $10.5-14.7 \mu\text{m}$ 。在赤道面有 3 条很清楚的由外壁物质折叠而成的子午线向脊状附属物, 沿萌发孔向两极延伸并汇合。在正对萌发孔处, 脊状附属物一般较平坦而具瘤状突起; 但在两极处及附近则明显突出, 其高低、形状及纹饰各种间有变化。外壁其余部分均密布细小的瘤状纹饰, 并散布少数显著突出的乳头状突起。外壁厚 $3-4 \mu\text{m}$ (不包括脊状附属物), 外层较内层厚, 在萌发孔处无内层。

2. 各种花粉的形态特征见表 1。

三、讨论

1. 关于菱属的归属问题

菱属建立之初, 通常将它归在柳叶菜科 Onagraceae 内, 如 Bentham & Hooker (1883)、Rendle (1925) 等。由于菱属植物子房半下位, 2 室, 每室具 1 胚珠以及具角刺的坚果状和柳叶菜科的其它各属均有明显区别, Dumortier (1829) 和 Raimann (1893) 将它从柳叶菜科中独立出来建立菱科, 分别定名为 Trapaceae 和 Hydrocaryaceae。Erdtman (1952) 的孢粉学和 Ram (1956) 的胚胎学研究也支持菱属独立成科的观点。至今, 菱科 Trapaceae 已为多数分类学家所承认。从作者的观察结果可以看出, 在立体形状、萌发孔位置和外壁纹饰上, 菱属植物花粉与柳叶菜科的基本相似, 但其具脊状附属物、萌发孔不

表1 浙江菱属植
Table 1 The characteristics of pollen grains

种 名 Species	形 状 Shape	大 小 Size (μm)	外 壁 特 征 Characteristics of exine		
			纹 饰 Ornamentation	脊高度 Heightness of ridge (μm)	脊形态 Shape of ridge
细果野菱 <i>T. maximowiczii</i>	近长球形 Subprolate	(65—75)72.6 × 61.5(57.5—65)	小瘤状 Minute-ver- rucate	17.9 (15—20)	脊较高, 弯曲, 略有节突 A little high, bent or twisted.
野菱 <i>T. incisa</i>	同上 do.	(90—107.5)98.4 × 79.0(75—87.5)	同上 do.	22.9 (20—25)	脊高, 直或弯曲, 光滑或 近光滑。 High, straight or bent, smooth or nearly smo- oth.
四瘤菱 <i>T. mamillifera</i>	同上 do.	(90—105)98.0 × 81.8(75—85)	同上 do.	23.4 (20—25)	脊高, 稍弯曲, 近光滑。 High, slightly bent, near- ly smooth.
耳 菱 <i>T. potaninii</i>	近长球形—近球 形 Subprolate— subspheroidal	(85—95)88.7 × 76.8(72.5—82.5)	同上 do.	22.1 (20—25)	脊高, 弯曲, 近光滑或略 有节突。 High, bent, nearly smo- oth.
格 菱 <i>T. pseudoincisa</i>	同上 do.	(85—95)88.7 × 80.3(75—87.5)	同上 do.	22.3 (20—25)	脊高, 弯曲, 近光滑或略 有节突。 High, bent, nearly smoo- th.
乌 菱 <i>T. bicornis</i>	同上 do.	(77.5—90)83.7 × 74.1(70—80)	同上 do.	17.6 (15—20)	脊较低, 弯曲或扭曲, 有 节突。 Less high, bent or twist- ed.
二角菱 <i>T. bispinosa</i>	同上 do.	(75—90)82.4 × 71.7(67.5—77.5)	同上 do.	17.2 (15—20)	脊较低, 弯曲或扭曲, 有 节突。 Less high, bent or twist- ed.
四角菱 <i>T. quadrispinosa</i>	同上 do.	(75—85)81.1 × 73.5(70—77.5)	同上 do.	16.6 (14—19)	脊低平, 极扭曲近瘤状突 起。 Low and plane, twisted, nearly verrucate.
南湖菱 <i>T. acornis</i>	同上 do.	(73—85)79.7 × 72.0(67.5—75)	同上 do.	13.4 (11—15)	脊平坦, 具瘤状突起。 Plane, verrucate.

物 花 粉 形 态 特 征
of the genus *Trapa* from Zhejiang

萌发孔 Aperture			图 版 Plate	凭证标本 Voucher
类 型 Type	长 度 Length (μm)	宽 度 Width (μm)		
3 沟 3-colpate	20.6	10.5	1 : 1—3 3 : 7	杭州, 丁炳扬 TO1 Hangzhou, B. Y. Ding TO1
同上 do.	26.3	14.3	1 : 4—7, 10 3 : 8—9	杭州, 丁炳扬 TO4 Hangzhou, B. Y. Ding TO4
同上 do.	26.8	14.7	2 : 1—4 3 : 10—11	杭州, 丁炳扬 TO5 Hangzhou, B. Y. Ding TO5
同上 do.	26.1	14.3	1 : 8—9, 11 3 : 13	萧山, 盛束军 TO9 Xiaoshan, S. J. Sheng TO9
同上 do.	27.5	14.4	1 : 12 3 : 12	杭州, 丁炳扬 TO3 Hangzhou, B. Y. Ding TO3
同上 do.	24.6	12.8	2 : 5—6, 10 3 : 16	余杭, 丁炳扬 4909 Yuhang, B. Y. Ding 4909
同上 do.	24.9	12.7	2 : 7—9, 11 3 : 14—15	萧山, 丁炳扬 4902 Xiaoshan, B. Y. Ding 4902
同上 do.	24.7	12.6	2 : 12 3 : 1—3, 17—18	嘉兴, 丁炳扬 4907 Jiaxing, B. Y. Ding 4907
同上 do.	24.2	12.4	3 : 4—6, 19—21	嘉兴, 丁炳扬 4906 Jiaxing, B. Y. Ding 4906

明显突出以及无粘丝等特征则与柳叶菜科有较大区别,因此,作者也支持菱属独立成科的观点。

2. 菱属花粉形态的分类学意义

从作者所观察的种类来看,菱属植物花粉的立体形状、萌发孔和脊状附属物的数目与位置以及外壁纹饰,在各种间均无差异,从一个侧面说明它们是很自然的一属;但它们的体积大小、脊状附属物的高低以及形态在各种间存在不同程度的差异,在种类划分上和亲缘关系的探讨上有一定的参考价值。

3. 浙江菱属植物的类群划分

根据花粉形态以及花果形态特征,浙江产的9种菱属植物大致可以划分为3类,即野菱类、乌菱类和细果野菱类。(1)野菱类,包括 *T. incisa*、*T. mammillifera*、*T. potaninii* 和 *T. pseudoincisa* 4种,均为野生。其花粉体积大,极轴直径(P)为 88.7—98.4 μm ,两极处脊较突出,高 22.1—23.4 μm ,直或略弯曲,光滑或有节突;它们的果实中等大,果体(角除外)大小指数($\sqrt[3]{\text{宽} \times \text{高} \times \text{厚}}$)为 15.0—18.7,具纵棱和瘤状突起,果颈较长(约 5mm)。(2)乌菱类,包括 *T. bicornis*、*T. bispinosa*、*T. quadrispinosa* 和 *T. acornis* 等4种,通常栽培。花粉形态比野菱类略小,极轴直径为 79.7—83.7 μm ,两极处脊较低或平坦,高 13.4—17.6 μm ,扭曲有节突或具瘤状突起;它们的果实大,果体大小指数为 26.7—30.9,不具瘤状突起,无纵棱或有不明显的纵棱,果颈极短而不明显。(3)细果野菱类,仅1种 *T. maximowiczii*,野生,分布广。花粉体积最小,极轴直径 72.6 μm ,两极处脊中等高,高约 17.9 μm ,弯曲且略有节突;其叶、花和果实均小型,果体大小指数为 9.0,无瘤状突起和纵棱,花瓣粉红色(其余各种均白色)。

4. 菱属植物花粉的演化趋势

根据花粉形态,结合花果形态特征分析,作者认为野菱类是较乌菱类原始的一类群,其中的四瘤菱可能处于较低的进化水平,而南湖菱则处在较高的进化水平。照此,其果实形态的演化趋势是:四角尖锐具倒刺→短钝无倒刺甚至退化;果体瘤状突起和纵棱明显→不明显或无。与此相对应,其花粉形态的演化趋势可能是:体积大→小;脊状附属物高→低,直而光滑→弯曲或扭曲有节突→成瘤状突起。但正如 Miki(1952)所描绘的那样,这两类植物可能并不处在同一进化路线上,野菱类某些种类果实腰角的缩短退化(如格菱)与乌菱类某些种类果实角的退化(如南湖菱)只是趋同进化的结果。此外,细果野菱类的花、果和花粉形态与其它两类都有较大区别,在菱属中处于较特殊的地位,可能是另一进化路线的代表。当然,菱属植物的系统演化尚须研究更多的种类以及结合其它方面的研究如核型分析等,才能得出进一步的结论。

5. 南湖菱的亲缘关系

南湖菱 *T. acornis* 是 Nakano(1964)用 *H. Migo* 采自浙江嘉兴南湖的果实经栽培后命名的,它的主要特征是四角均完全退化。有人认为,菱属植物果实角的演变是从四角→二角→无角,熊治廷(1985)也认为南湖菱与二角菱 *T. bispinosa* 的亲缘关系最密切,前者是后者的变异体。但花粉形态特征却表明它与四角菱 *T. quadrispinosa* 很相似而与二角菱有较大区别。南湖菱和四角菱花粉的脊均较低,不突出或不明显突出,具瘤状突起或近瘤状突起;两者的果体形状也较相似,均较厚,宽与厚的比值为 1.7 左右,同时在野外栽

培情况下有时也偶然可发现南湖菱果实有四个钝的短角。而二角菱花粉的脊较高,明显突出,扭曲而有节突;其果体较侧扁,宽与厚的比值为 2.21。这说明南湖菱与四角菱有较密切的亲密关系。

参 考 文 献

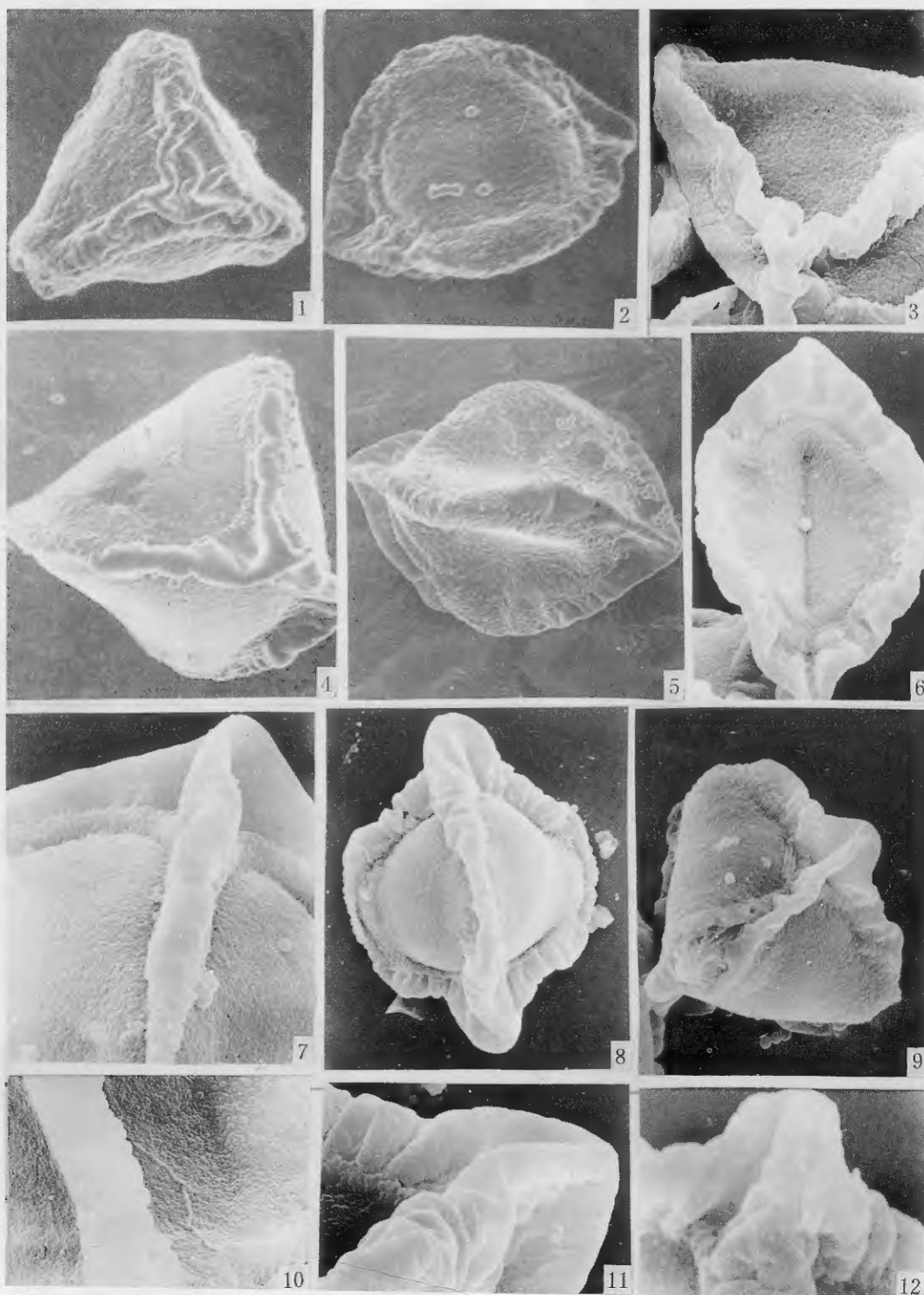
- [1] 万文豪, 1984: 中国菱科植物分类研究, 江西大学学报(自然科学版), (2): 71—78.
- [2] 方云亿, 丁炳扬, 王超, 1983: 杭州的水生维管束植物, 杭州大学学报(自然科学版), 10 增刊: 117—131.
- [3] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960: 中国植物花粉形态, 科学出版社, 北京, 1—10, 184—186.
- [4] 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组、华南植物研究所形态室, 1982: 中国热带亚热带被子植物花粉形态研究, 科学出版社, 北京, 181.
- [5] 蔡继炯主编, 1987: 蜜源植物花粉形态与成分, 浙江科学技术出版社, 杭州, 91.
- [6] 熊治廷、王徽勤、孙祥钟, 1985: 湖北菱科的数量分类研究, 武汉植物学研究, 3(1): 45—53, 3(2): 157—164.
- [7] 颜素珠, 1983: 中国水生高等植物图说, 科学出版社, 北京, 121—130.
- [8] Fr. 约纳斯著, 斯行健译, 1955: 花粉及孢子图鉴, 科学出版社, 北京, 36.
- [9] G. 赖尔特曼著, 王伏雄、钱南芬译, 1962: 花粉形态与植物分类, 科学出版社, 北京, 168.
- [10] Cook, C. D. K., 1974: Water plants of the world. W. Junk, The Hague. 537—538.
- [11] Miki, S., 1952: Trapa of Japan with special reference to its remains. *Journ. Inst. Polytech. ser. D. Biol.* 3: 1—29.
- [12] Nakano, H., 1964: Further studies on Trapa from Japan and its adjacent countries. *Bot. Mag. Tokyo*, 77: 159—167.
- [13] Raimann, R., 1893: Hydrocaryaceae. In Engler and Prantl. *Die natürlichen pflanzenfamilien* 3(7): 223—226.
- [14] Ram, M., 1956: Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* Roxb. with a discussion on the systematic position of the genus. *Phytomorphology*, 6: 312—323.

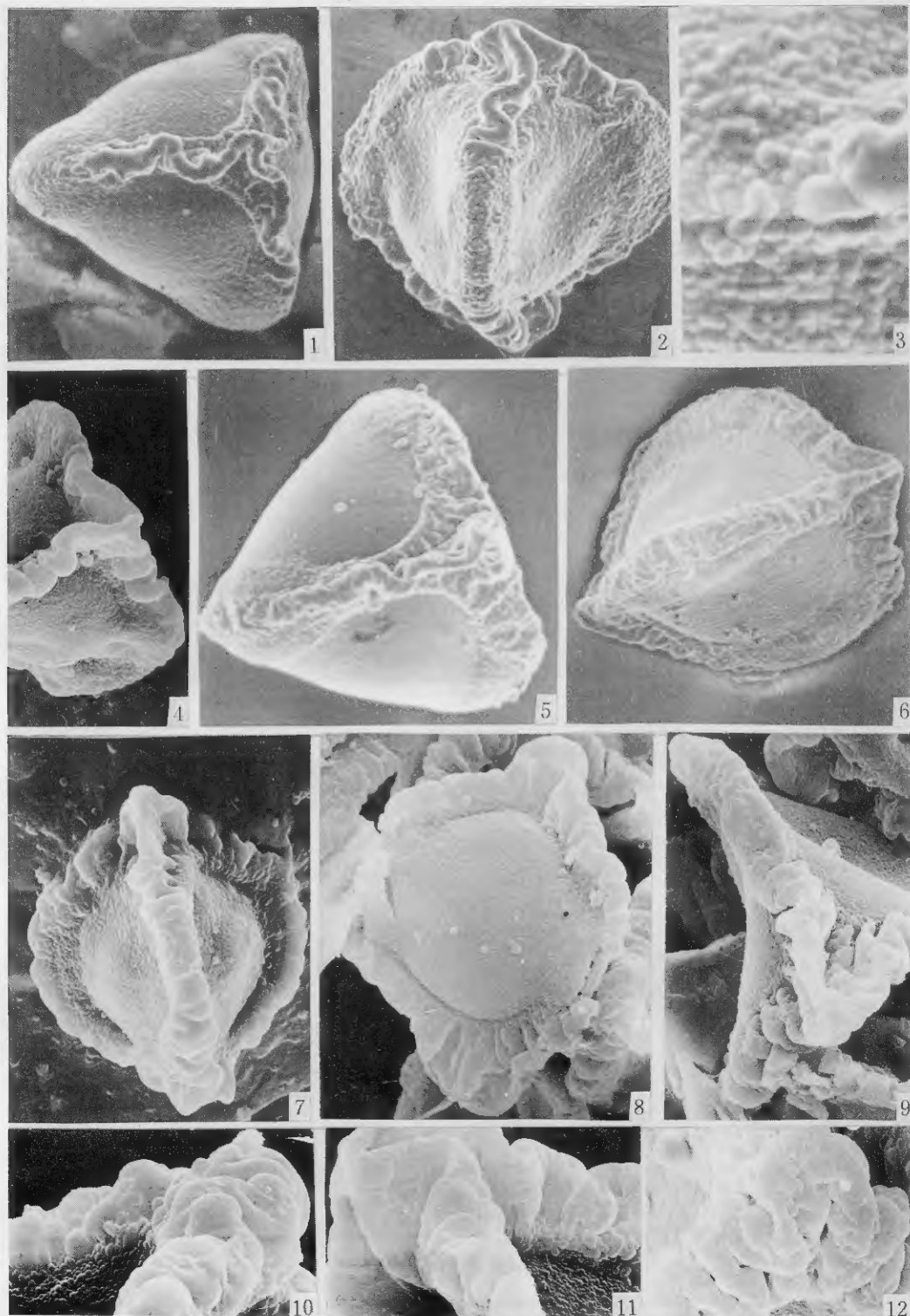
图版说明 Explanation of plates

Plate 1 SEM 1—3. *Trapa maximowiczii* (1. $\times 1500$, 2. $\times 1300$, 3. $\times 2500$); 4—7, 10. *T. incisa* (4. $\times 1000$, 5. $\times 900$, 6. $\times 1200$, 7. $\times 2500$, 10. $\times 3000$); 8—9, 11. *T. potaninii* (8. $\times 1100$, 9. $\times 1200$, 11. $\times 3000$); 12. *T. pseudoincisa* ($\times 2500$).

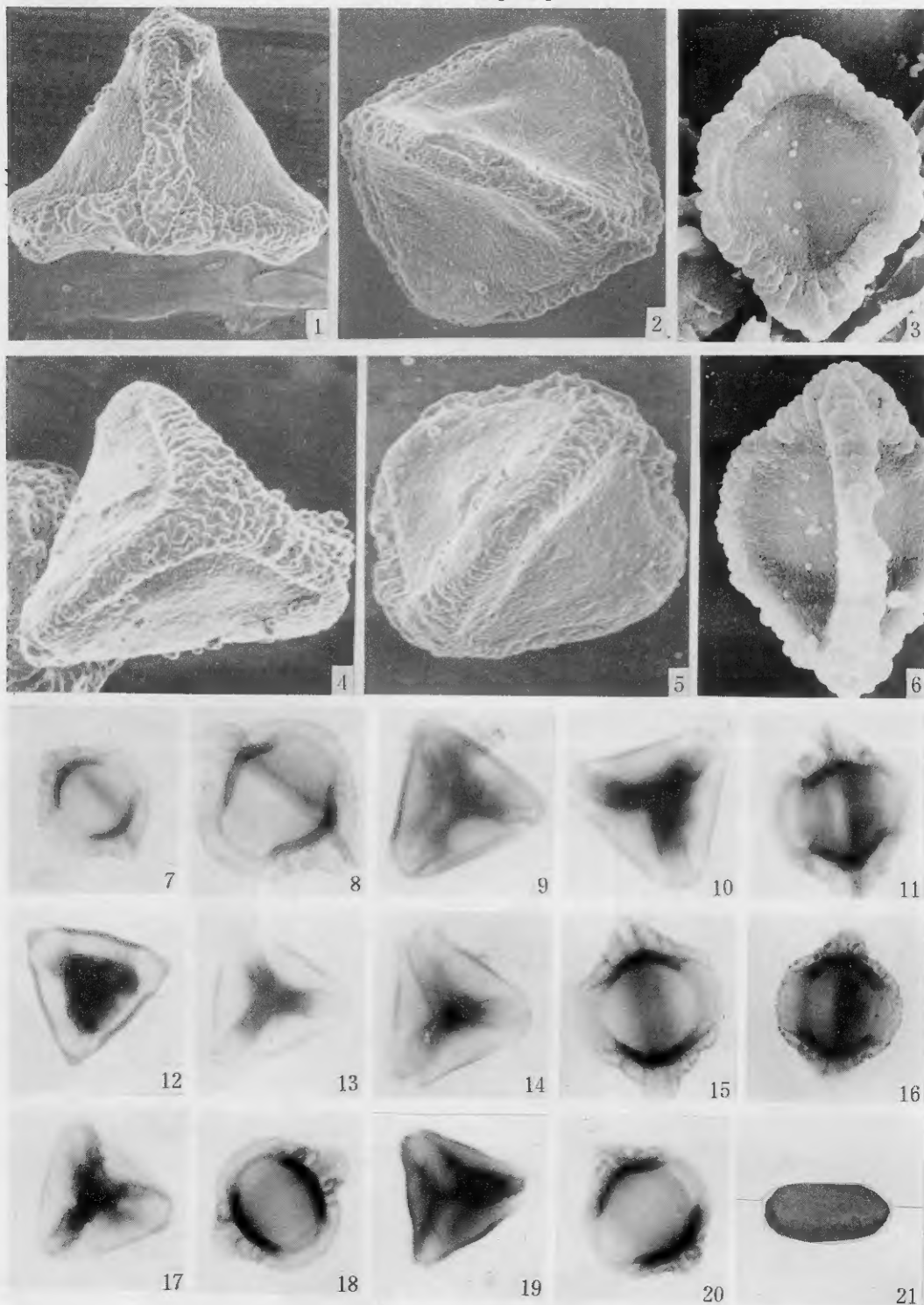
Plate 2 SEM 1—4. *T. mammillifera* (1. $\times 1000$, 2. $\times 1200$, 3. $\times 4500$, 4. $\times 1300$); 5—6, 10. *T. bicornis* (5—6. $\times 1200$, 10. $\times 3500$); 7—9, 11. *T. bispinosa* (7. $\times 1000$, 8. $\times 1300$, 9. $\times 1800$, 11. $\times 3000$); 12. *T. quadrispinosa* ($\times 2950$).

Plate 3 1—6. SEM, 7—21. LM, 1—3. *T. quadrispinosa* (1—2. $\times 1200$, 3. $\times 1000$); 4—6. *T. acornis* (4—5. $\times 1500$, 6. $\times 1200$); 7. *T. maximowiczii* ($\times 320$); 8—9. *T. incisa* ($\times 320$); 10—11. *T. mammillifera* ($\times 320$); 12. *T. pseudoincisa* ($\times 320$); 13. *T. potaninii* ($\times 320$); 14—15. *T. bispinosa* ($\times 320$); 16. *T. bicornis* ($\times 320$); 17—18. *T. quadrispinosa* ($\times 320$); 19—21. *T. acornis* (19—20. $\times 320$, 21. $\times 500$ aperture).





see explanation at the end of text



see explanation at the end of text